

## Biologie et écologie de *Chilades evorae* Libert, Baliteau & Baliteau, 2011, l'Azuré du Cap-Vert (Lepidoptera, Lycaenidae)

par Lucas BALITEAU<sup>1</sup> & Simon BALITEAU<sup>2</sup>

<sup>1</sup> 2 chemin de Bourbelaine, F – 49500 Nyoiseau <baliteau.lucas@orange.fr>

<sup>2</sup> Rua Atanázio Silva, Porto Novo, Santo Antão, Cap-Vert <sbaliteau@yahoo.com>

**Résumé.** – Les premiers états de *Chilades evorae* Libert, Baliteau & Baliteau, 2011 (œuf, chenille et chrysalide), sont décrits et illustrés. Sur 38 transects effectués en République du Cap-Vert (sur les îles de Fogo, Santo Antão et São Vicente), 3859 individus de papillons ont été comptés. Les 33 transects effectués sur l'île de Santo Antão montrent que *C. evorae* est une espèce relativement abondante. Sa biologie sur *Lotus latifolius* Brand, son aire de répartition et ses exigences écologiques (abondance, parasitisme, lien avec les fourmis, compétition avec *Leptotes pirithous capverti* Libert, Baliteau & Baliteau, 2011) sont précisées et complétées par quelques éléments de gestion environnementale.

**Abstract.** – **Biology and ecology of *Chilades evorae* Libert, Baliteau & Baliteau, 2011, the Blue of Cape Verde (Lepidoptera, Lycaenidae).** The first stages of *Chilades evorae* Libert, Baliteau & Baliteau, 2011 (eggs, caterpillars and pupae) are described and illustrated. From 38 transects in the Republic of Cape Verde (Fogo, Santo Antão and São Vicente islands), 3859 butterflies individuals were counted. The 33 transects on Santo Antão Island showed that *C. evorae* is a relatively abundant species. Its biology on *Lotus latifolius* Brand, its range and its ecological requirements (abundance, parasitism, relationship with ants, competition with *Leptotes pirithous capverti* Libert, Baliteau & Baliteau, 2011) are detailed and supplemented by some elements of environmental management.

**Resumo.** – **Biologia e ecologia de *Chilades evorae* Libert, Baliteau & Baliteau, 2011, de Cabo Verde (Lepidoptera, Lycaenidae).** Os primeiros estados de *Chilades evorae* Libert, Baliteau & Baliteau, 2011 (ovo, lagarta e pupa) são descritos e ilustrados. Num total de 38 transectos na República de Cabo Verde (ilhas de Fogo, Santo Antão e São Vicente), 3859 indivíduos de borboletas foram contados. Os 33 transectos realizados na ilha de Santo Antão mostram que *C. evorae* é uma espécie relativamente abundante. A sua biologia sobre *Lotus latifolius* Brand, a sua área de repartição e as suas exigências ecológicas (abundância, parasitismo, relações com as formigas, concorrência com *Leptotes pirithous capverti* Libert, Baliteau & Baliteau, 2011) são detalhadas e completadas por alguns elementos de gestão ambiental.

**Keywords.** – Santo Antão, Fogo, São Vicente, distribution, life cycle, ants.

---

Suite à un inventaire des Lépidoptères de l'île de Santo Antão réalisé en janvier 2009 (BALITEAU & BALITEAU, 2011), qui a permis la découverte d'une nouvelle espèce endémique de Lycène, *Chilades evorae* Libert, Baliteau & Baliteau, 2011, et d'une sous-espèce sombre, *Leptotes pirithous capverti* Libert, Baliteau & Baliteau, 2011, en République du Cap-Vert (LIBERT *et al.*, 2011), de nouvelles observations ont été réalisées à Santo Antão de 2012 à 2015, afin de mieux connaître la biologie, l'écologie et la répartition de ces deux Lycènes. Quelques observations complémentaires ont également été réalisées sur les îles de São Vicente et de Fogo.

### PRÉSENTATION DES ÎLES PROSPECTÉES

**Santo Antão.** – L'île de Santo Antão, d'une superficie de 779 km<sup>2</sup>, fait partie du groupe des îles "au vent" (*Barlavento*) et est la plus montagneuse du Cap-Vert, culminant avec le Tope de Coroa (1 979 m). Elle présente une diversité très importante de milieux naturels et agroécosystèmes, liée aux très grandes variations en termes de géomorphologie, géologie, pédologie, altitude, orientation par rapport aux alizés du nord-est, et avec la présence de hauts plateaux ("planaltos") situés en moyenne entre 1000 et 1500 m, de vallées souvent encaissées parcourues de nombreux canaux d'irrigation, de plaines littorales arides, etc. La moyenne annuelle globale des précipitations sur le Concelho de Porto Novo est de 90 mm. Toutefois, il existe une très grande variabilité d'une zone à l'autre, selon le relief, l'altitude, l'exposition

et la nature des sols. Aussi observe-t-on souvent une mosaïque de zones imbriquées les unes avec les autres. Les tableaux I et II présentent les localités mentionnées dans le présent article et leur classification selon leur appartenance aux zones agro-écologiques (ZAE), ainsi que les types de végétation et de valorisation agricole rencontrés.

**São Vicente.** – L'île de São Vicente fait également partie du groupe des îles du *Barlavento* et est située au nord-ouest de l'archipel. D'une superficie de 227 km<sup>2</sup>, elle possède un climat aride et présente un aspect général sec et minéral. Le point culminant est le Monte Verde (774 m) qui présente un climat plus frais et plus humide. Deuxième île la plus peuplée de l'archipel (elle abrite la ville de Mindelo, deuxième agglomération du pays), São Vicente compte des zones cultivées réduites à quelques vallées et périmètres agricoles irrigués (vallée de Calhau, Ribeira de Vinha, Chã de Holanda).

**Fogo.** – D'une superficie de 476 km<sup>2</sup>, l'île de Fogo appartient au groupe d'îles "sous le vent" (*Sotavento*) localisées dans le sud de l'archipel du Cap-Vert. Le point culminant est le Pico de Fogo (2829 m), volcan encore actif dont la dernière éruption volcanique, de type strombolien, a eu lieu en novembre et décembre 2014. Le volcan domine l'île et est situé au milieu d'une large caldeira de 20 km de diamètre.

Tableau I. – Abréviations des localités en fonction des municipalités.

Santo Antão, Porto Novo (PN)		Santo Antão, Paúl (P)	
AM1	Alto Mira I	J	Janela
AM2	Alto Mira II	RP	Ribeira das Pombas, Vila da Ribeira das Pombas
AM3	Alto Mira III	Santo Antão, Ribeira Grande (RG)	
AMF	Alto Mira III, col de Forquinha	CM	Corvo, Cha de Mar
CA	Chã d'Asno	F	Fontainhas
Csa	Covada de Salto	LP	Lombo de Pedra
Csi	Chã de Morte, Cavouco Silva	MJ	Manuel Joelho
L	Lagedos, Babilonia	RC	Ribeira de Chapa
LPL	Lagoa do Planalto Leste	RD	Ribeira de Duque
Me	Mesa	RI	Cruzinha de Garça, Ribeira de Inverno
MV	Lombo das Figueiras, Morro de Vento	RTX	Ribeira de Torre, Xoxo
PN	Ville de Porto Novo, centre-ville		
PN01	Planalto Norte, Tampa Caminho	Fogo, Santa Catarina do Fogo (SCF)	
PN02	Planalto Norte, ouest de Monte Jacinto	CC1	Chã das Caldeiras, Citerne
PN03	Planalto Norte, Chã de Feijoal, sud	CC2	Chã das Caldeiras, Cova Tina
PN04	Planalto Norte, Chã de Feijoal, est	Fogo, São Filipe (SF)	
PN05	Planalto Norte, Bordera de Bacha	SF1	São Filipe, centre-ville
SAM	Selada de Alto Mira	SF2	São Filipe, Monte Barro
Ta	Tabuga, Chã das Casas		
Ti	Manuel Lopes, Titono	São Vicente, Mindelo (SV)	
		M	Mindelo, centre-ville

Tableau II. Caractéristiques écologiques des localités citées (ZAE, zone agro-écologique).

	Localités
<b>ZAE 1</b>	PN
<b>ZAE 2</b>	AMF, CM, Csa, Csi, Me, PN01, RC, RI, SAM, SF2
<b>ZAE 3</b>	CC1, CC2, F, J, LP, LPL, MJ, PN02, PN03, PN04, RP
<b>ZAE 4</b>	LP, LPL, MV, PN05
<b>ZAE 5</b>	AM1, AM2, AM3, CA, Csi, J, L, RD, RP, RTX, Ta, Ti
<b>Centre urbanisé fleuri</b>	M, PN, SF1

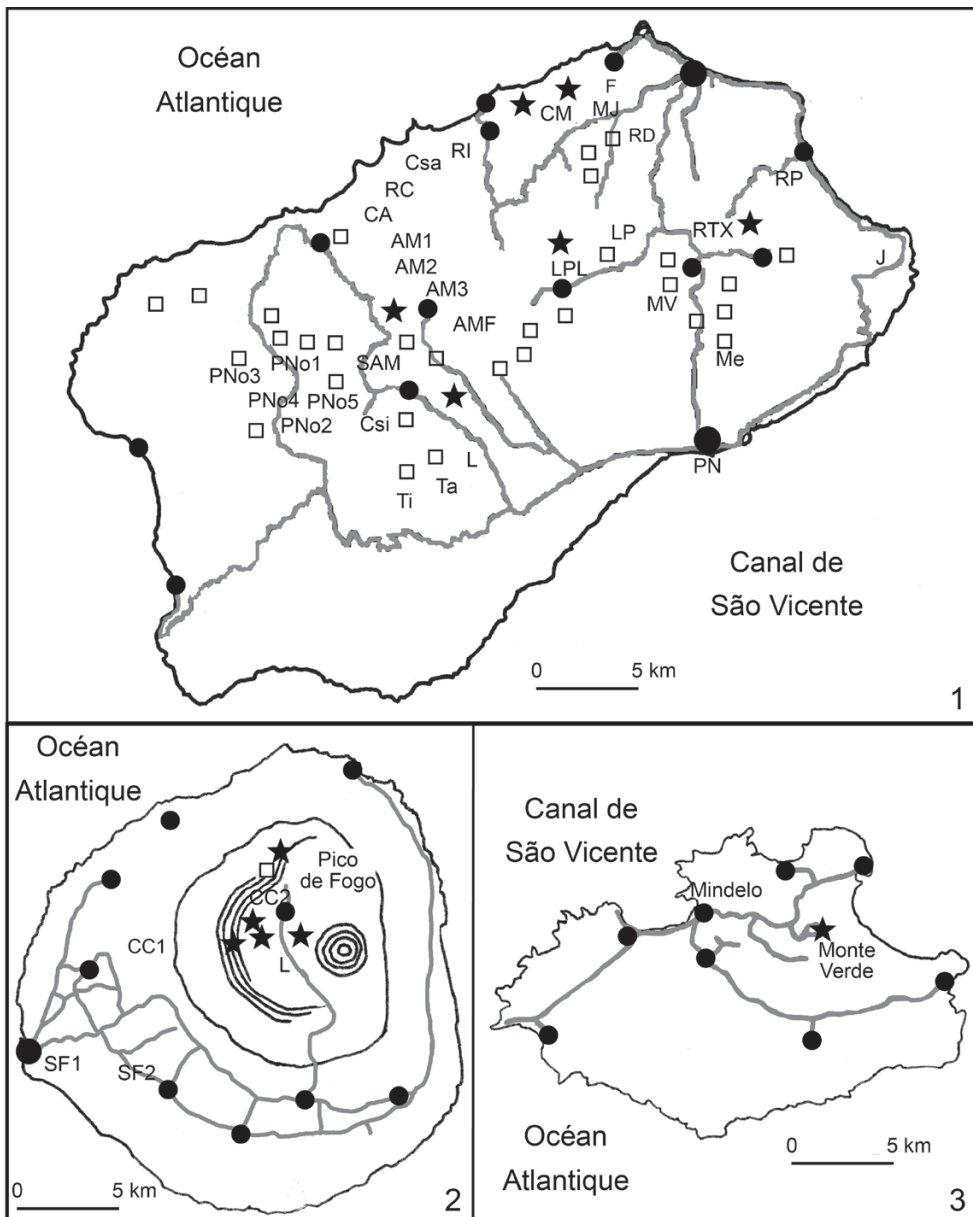


Fig. 1-3. – Localisation des principales localités de récolte et répartition de *Chilades evorae* Libert, Baliteau & Baliteau et de *Leptotes pirithous* (Linné) au Cap-Vert (□ : station à *C. evorae*; ★ : station à *L. pirithous*; ● : principales localités). – 1, Île de Santo Antão. AM1 : Alto Mira I; AM2 : Alto Mira II; AM3 : Alto Mira III; AMF : Alto Mira III; Col de Forquinha; CA : Chã d'Asno; CM : Corvo, Cha de Mar; Csa : Covada de Salto; Csi : Chã de Morte, Cavouco Silva; F : Fontainhas; J : Janela; L : Lagedos, Babilonia; LP : Lombo de Pedra; LPL : Lagoa do Planalto Leste; Me : Mesa; MJ : Manuel Joelho; MV : Lombo de Figueira, Morro de Vento; PN : ville de Porto Novo, centre-ville; Pno1 : Planalto Norte, Tampa Caminho; Pno2 : Planalto Norte, ouest de Monte Jacinto; Pno3 : Planalto Norte, Chã de Feijoal, sud; Pno4 : Planalto Norte, Chã de Feijoal, est; Pno5 : Planalto Norte, Bordera de Bacha; RC : Ribeira de Chapa; RD : Ribeira de Duque; RI : Cruzinha de Garça, Ribeira de Inverno; RP : Ribeira das Pombas, Vila da Ribeira das Pombas; RTX : Ribeira de Torre, Xoxo; SAM : Selada de Alto Mira; Ta : Tabuga, Chã das Casas; Ti : Manuel Lopes, Titono. – 2, Île de Fogo. CC1 : Chã das Caldeiras, Citerne; CC2 : Chã das Caldeiras, Cova Tina; SF1 : São Filipe, centre-ville; SF2 : São Filipe, Monte Barro. – 3, Île de São Vicente.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des observations ponctuelles ont été réalisées dans différentes régions de l'île de Santo Antão, réparties tout au long des années 2011 et 2012. Ceci a permis d'identifier un certain nombre de sites où *Chilades evorae* et *Leptotes pirithous capverti* ont été observées en vol. En octobre 2012, le comportement reproductif (accouplement, ponte) ainsi que le développement larvaire et le choix de la plante nourricière ont été observés *in situ*. À partir de janvier 2015, une recherche systématique a été menée dans 28 localités de l'île avec observations d'abondance (imagos, œufs, chenilles et chrysalides) et de caractères écologiques (choix des plantes nourricières pour imagos et chenilles) ainsi qu'éthologiques (relation entre les deux espèces, prédation, parasitisme, relations avec les fourmis).

Des suivis de Rhopalocères par transects ont été réalisés fin 2012 et début 2015 afin de déterminer plus précisément l'abondance de *C. evorae* ainsi que son cortège d'espèces associées. Les 38 transects ont été effectués sur le modèle de ceux réalisés en Europe (VAN SWAAY *et al.*, 2008), en France (MANIL *et al.*, 2014) et adaptés en Aveyron (BALITEAU, 2008). Sur chaque trajet d'une distance de 800 m, les observations s'effectuent à 2 m de part et d'autre du transect, de préférence par temps chaud, ensoleillé et peu venteux. Le temps légèrement couvert (brume sèche), juste avant couverture nuageuse, a également été retenu car il facilite les observations de *C. evorae* qui vole alors tranquillement dans ces conditions, se chauffant et se reposant au sol, ou parmi les *Lotus* et les touffes sèches de *Salvia aegyptiaca* L. Chaque transect a été choisi en fonction de la diversité floristique et de l'accessibilité des zones d'étude (routes et sentiers agricoles).

L'île de Santo Antão a été privilégiée avec 33 transects pour déterminer l'abondance de *Chilades evorae*. Les 5 autres transects effectués sur deux autres îles (Fogo avec 4 transects et São Vicente avec 1 transect) donnent un bref aperçu des populations présentes sur ces îles.

Pour chaque espèce, nous présentons les localités (fig. 1-3) et les dates d'observation. Les quantités correspondent aux abondances d'individus observés au cours d'un transect. Le nom des principales localités a été codifié, comme détaillé dans le tableau I. L'appartenance de chaque localité à l'une des municipalités (ou concelhos) qui composent les îles de Fogo, Santo Antão et São Vicente est également mentionnée : São Vicente (SV) pour l'île de São Vicente ; Porto Novo (PN), Ribeira Grande (RG) et Paúl (P) pour l'île de Santo Antão ; Santa Catarina de Fogo (SCF) et São Filipe (SF) pour l'île de Fogo (tableau I). Les lieux-dits éventuels sont détaillés dans les relevés.

À chacun de ces lieux correspond une ou plusieurs zones agro-écologiques (ZAE) comme défini par BALITEAU & BALITEAU (2011) sur la base des cinq ZAE utilisées comme référence à l'échelle nationale, et définies sur l'île de Santo Antão (CASTANHEIRA DINIZ & CARDOSO DE MATOS, 1999 ; MADRRM, 2009).

Nous indiquons la correspondance pour les localités de la présente étude (tableau II). Pour plus de détails, se reporter à BALITEAU & BALITEAU (2011).

Une banque de 860 données et une photothèque des Rhopalocères observés lors des inventaires et transects, complètent ce travail.

Les déterminations ont été effectuées par Hans-Peter Tschorsnig (Diptères Tachinaires), Roger Roy (Mantidae), Jacques Delabie (Formicidae) et les deux auteurs (Rhopalocères, botanique).

## RÉSULTATS

Description des premiers états de *Chilades evorae*

**Œuf.** – Fig. 4-5. Environ 1 mm de diamètre, 0,6 mm en hauteur. Rond, aplati et sculpté ; vert clair, passe au blanc puis devient grisâtre avec le développement de la chenille. Surface du chorion constituée de grains polyédriques, plus ou moins gros, entrecoupés par de multiples zones aéropyles et des canaux. Au microscope, surface de l'œuf plus granuleuse que pour *Leptotes pirithous*.

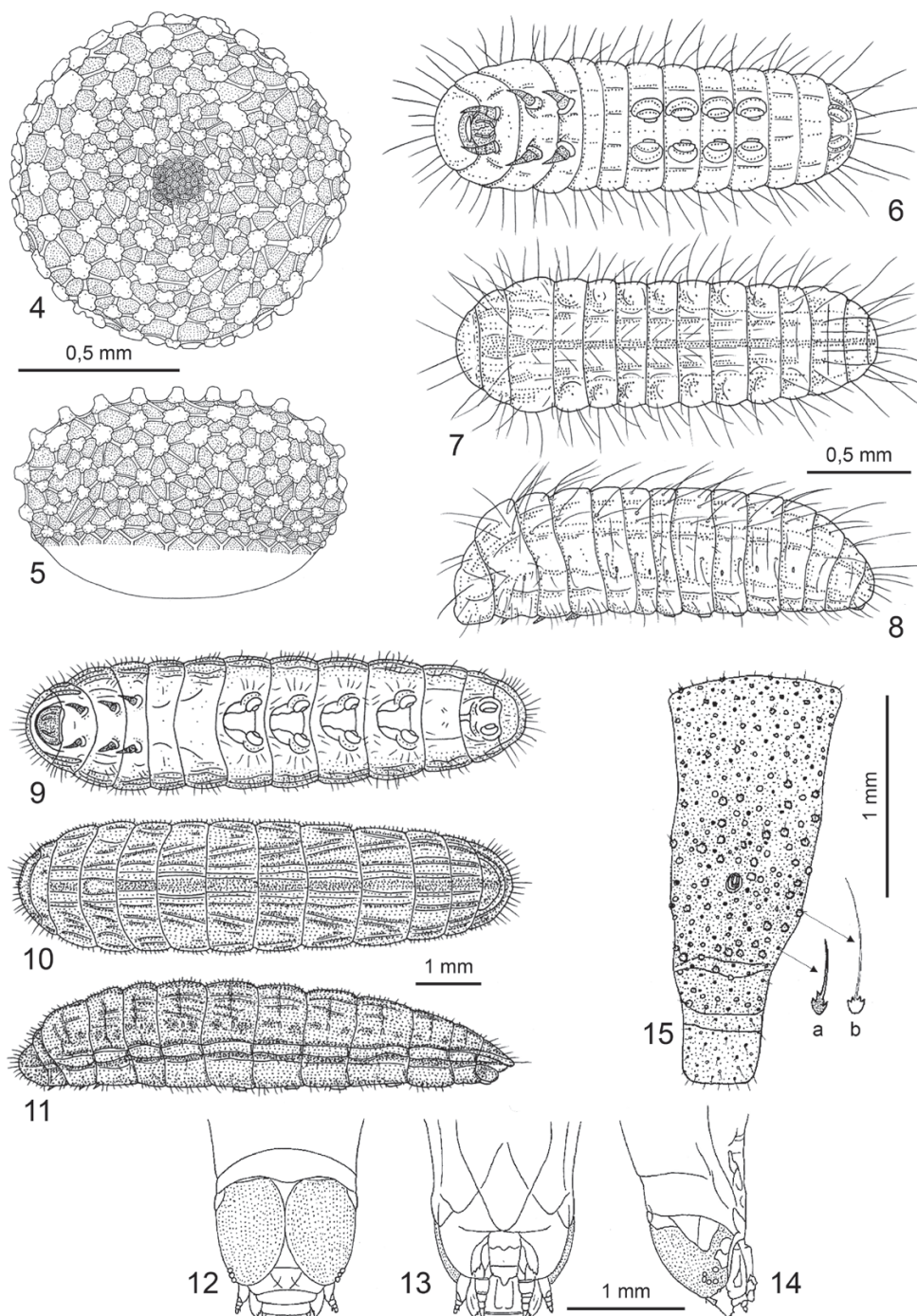


Fig. 4-15. – *Chilades evorae* Libert, Baliteau & Baliteau. – 4-5, Œuf : 4, vue dorsale ; 5, vue latérale. – 6-8, Chenille au stade L<sub>1</sub> : 6, vue ventrale ; 7, vue dorsale ; 8, vue latérale. – 9-15, Chenille au stade L<sub>4</sub> : 9, vue ventrale ; 10, vue dorsale ; 11, vue latérale (les lignes blanches visibles sur les flancs constituant des bourrelets latéraux) ; 12-14, tête (12, vue dorsale ; 13, vue ventrale ; 14, vue latérale) ; 15, vue latérale gauche du 5<sup>e</sup> segment abdominal (a, soie et base blanche ; b, soie blanche à base noire ; observations au microscope, grossissement  $\times 100$ ).



**Premier stade larvaire ( $L_1$ ).** – Fig. 6-8. Chenille de forme trapue évoquant une petite limace ; vert clair, plus ou moins jaunâtre avec quelques motifs blanchâtres peu distincts séparés par trois lignes longitudinales sombres ; légèrement poilue ; capsule céphalique noire.

**Deuxième au dernier stade larvaire ( $L_2$ - $L_5$ ).** – Fig. 9-11. Longueur en fin de développement : 6 à 9 mm. Vert, ligne dorsale vert foncé bordée de blanc et entourée parfois de lignes obliques vert grisé ; ligne blanc crème à jaunâtre sur les flancs, parfois bordée d'une ligne rose discontinue ; pilosité rase blanchâtre s'accroissant légèrement jusqu'à l'avant-dernier stade larvaire sur le dos et les côtés ; fine pilosité de deux types au dernier stade (fig. 9-10) ; capsule céphalique noire, luisante, rétractable, cou dévaginable sur 1,5 mm de longueur (fig. 11). Corps plus aplati et moins bosselé que chez *Leptotes pirithous* (fig. 19). La chenille devient rose à mauve peu avant la prénymphose.

**Chrysalide.** – Fig. 16-18. Longueur : 5 à 7 mm ; compacte. Thorax blanchâtre à gris, reste du corps vert ; variations individuelles en nuances de gris et de rosé. Accrochée au support par une fragile ceinture de soie thoracique.

### Biologie et éthologie de *Chilades evorae*

**Adultes.** – En pleine canicule, le déploiement des ailes post-émergence s'effectue en moins d'une minute. Sur les sites venteux et froids d'altitude, *C. evorae* peut jeûner près d'une semaine, sans bouger (tableau III). Comme pour la plupart des papillons de jour, la femelle émerge sans les œufs formés dans l'abdomen. La fabrication de ces œufs se poursuivant tout au long de la vie de la femelle, avec une décroissance au fur et à mesure qu'elle vieillit, il serait nécessaire d'en effectuer l'élevage pour déterminer la fécondité de l'espèce (Vesco, comm. pers.).

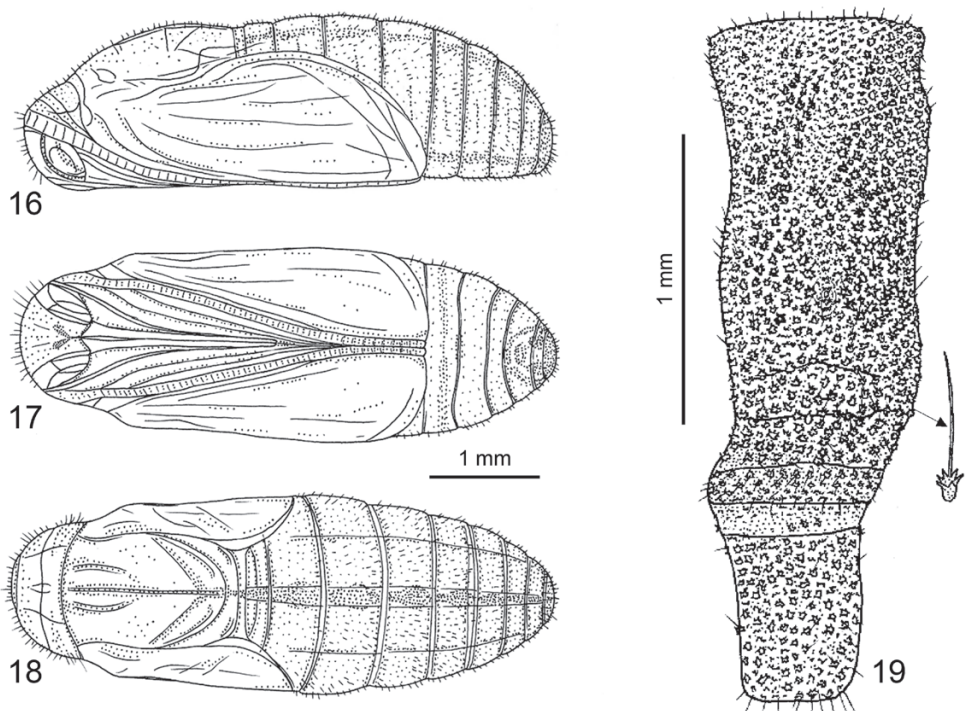


Fig. 16-19. – 16-18, *Chilades evorae* Libert, Baliteau & Baliteau, nymphe : 16, vue latérale ; 17, vue ventrale ; 18, vue dorsale. – 19, *Leptotes pirithous* (Linné, 1767), chenille au stade  $L_4$ , vue latérale gauche du 5<sup>e</sup> segment abdominal et détail d'une soie.

Tableau III. – Durée de développement, en jours, de *C. evorae* Libert, Baliteau & Baliteau sur *Lotus latifolius* Brand, pour 100 chenilles arrivées en fin de développement. Adultes sans nourrissage.

Température	Œuf	L <sub>1</sub>	L <sub>2</sub>	L <sub>3</sub>	L <sub>4</sub>	Nymphe	Adulte	Total
17°C	8	9	11	15	19	36	15	113
25°C	2	4	4	4	6	8	4	32

Le butinage, en groupe ou isolé, s'effectue en particulier par temps ensoleillé sur *Lotus spp.*, *Heliotropium ramosissimum* (Lehm.), *Tagetes minuta* L., *Tribulus sp.*, *Polycarpha nivea* Webb est aussi mentionné (TENNENT & RUSSELL, 2015).

Le cortège des plantes associées au biotope de *Chilades evorae* (BALITEAU & BALITEAU, 2011) est composé notamment de Poaceae : *Hyparrhenia hirta* (L.) Stapf, *Cenchrus ciliaris* L., *Melinis repens* Willd. ; Fabaceae : *Lotus latifolius* Brand, *L. jacobaeus* L., *L. purpureus* Webb in Hook., *Parkinsonia aculeata* L. ; Boraginaceae : *Echium stenosphon* ssp. *stenosphon* Webb, *Heliotropium ramosissimum* (Lehm.) ; Lamiaceae : *Lavandula coronopifolia* Poir. in Lam., *Lavandula rotundifolia* Benth., *Salvia aegyptiaca* L. ; Zygophyllaceae : *Tribulus sp.* ; Plantaginaceae : *Campylanthus glaber* Benth. ; Asteraceae : *Nauplius daltonii* ssp. *vogelii* Webb, *Tagetes minuta* L. ; Brassicaceae : *Diplotaxis sp.* ; Verbenaceae : *Lantana camara* L. ; Agavaceae : *Agave sisalana* Perrine ; Apocynaceae : *Calotropis procera* (Aiton) W. T. Aiton, *Periploca chevalieri* Browicz ; Apiaceae : *Tornabenea bischoffii* J. A. Schmidt ; Cucurbitaceae : *Cucumis anguria* L.

*C. evorae* a l'habitude de voler près du sol, avec un pic de vol entre 11 h et 15 h. Par temps clair, doux et peu venteux, *C. evorae* continue d'ouvrir ses ailes jusqu'à 18 h avant de s'immobiliser sur les brindilles du sol ou parmi les chaumes d'herbes sèches abritées par les arbres, arbustes ou rochers. En zone rase, ils se regroupent souvent à la base de *Salvia aegyptiaca*.

Parade et accouplement s'effectuent, d'octobre à mars, à proximité des *Lotus* à la floraison continue, laissant supposer de nombreux cycles qui se chevauchent. Les mâles passent rapidement d'un pied de *Lotus* à un autre, en recherche des femelles récemment écloses.

La plante adéquate trouvée, il peut y avoir une phase d'hésitation, au cours de laquelle la femelle va d'une feuille à l'autre avant de pondre. Après le dépôt d'un œuf, la femelle peut s'éloigner rapidement ou bien s'attarder auprès de la plante-hôte et y déposer d'autres œufs.

Araignées (Araneidae, Salticidae), Punaises (Miridae, Pentatomidae), Mantres *Tenodera superstitiosa* (Fabricius, 1781) et *Polyspilota aeruginosa* (Goeze, 1778) s'ajoutent aux Lézards et Oiseaux, prédateurs occasionnels des adultes qui y échappent parfois comme en témoignent leurs ailes déchirées.

**Œufs.** – Les œufs sont disposés seuls, en majorité sur la zone médiane de la face supérieure d'une feuille bien développée de *Lotus*, et sont exposés au soleil. Sur les pieds en cours de croissance, les œufs sont déposés soit séparément, soit par 2 ou 3 sur les boutons. Sur des *Lotus* au feuillage persistant, on trouve souvent à proximité le chorion d'œufs de la génération précédente. Les œufs abondent sur certaines touffes de *Lotus* où se développent déjà des chenilles de *C. evorae*, mais aussi de *L. pirithous* à tous les stades.

**Chenilles.** – À Santo Antão, la chenille consomme de préférence les feuilles et fleurs de *Lotus latifolius* Brand mais elle accepte aussi les autres *Lotus*. La durée du développement larvaire varie en fonction des conditions microclimatiques. À 25°C, la moyenne de durée du développement considéré entre le jour de ponte et l'émergence de l'adulte est de 28 jours, alors qu'à 17°C elle s'étale sur 98 jours (tableau III).

Au premier stade, la chenille se déplace rarement loin du chorion. La pilosité des chenilles boudinées est extrêmement mimétique avec les feuilles de *Lotus* et les bourgeons floraux. Les chenilles des stades suivants se placent souvent sur la partie médiane de la feuille pour s'exposer au

soleil. Par temps caniculaire (par exemple à Norte, le 1.II.2015 à 13 h, en plein soleil : 46°C au ras du sol et 32°C à 10 cm du sol ; à l'ombre : 22°C à 1,5 m du sol), elles apprécient l'ombrage même du *Lotus*. Aux jeunes stades, elles peuvent se cacher à l'intersection des feuilles et des bourgeons. La chenille aime perforer l'épiderme et ronger progressivement la totalité des parenchymes chlorophylliens, ne laissant plus que les épidermes supérieur et inférieur, donnant aux feuilles des tiges de *Lotus* un aspect miteux caractéristique que la chenille peut masquer en partie par son propre corps.

Sur un lot de 117 œufs répartis sur 3 pieds de *Lotus*, 100 chenilles suivies *in natura* sont arrivées au dernier stade larvaire parmi 72 tiges (longueur moyenne des tiges : 10,6 cm). On trouve parfois jusqu'à trois chenilles sur le même bourgeon floral, mais en général elles sont isolées sur chaque tige.

La chenille en fin de développement devient vert fade avant de prendre une livrée mauve. La prénymphose s'accélère sur un léger tapis de soie où la chenille s'accroche à l'aide d'une fine ceinture de soie thoracique. Elle reste parmi les feuilles desséchées du *Lotus* nourricier ou parfois sous des pierres à proximité.

Sur un lot de 100 chenilles en fin de développement, 14 asticots de *Tachinaria sp.* sont sortis de 14 nymphes. Un adulte de *Tachinaria sp.* a été observé à Norte le 4.II.2015, posé sur *Lotus*. Ce taux de parasitisme est assez faible comparé aux chenilles de *Danaus chrysippus chrysippus* (Linné, 1758) parasitées à 80 % (plusieurs dizaines de micro-hyménoptères par chenille). Les chenilles de *C. evorae* sont parfois trouvées recouvertes d'un champignon blanc.

**Relations avec les fourmis.** – L'association entre les chenilles de *Chilades* et des Fourmis est avérée pour *C. trochylus* Freyer, 1845, avec les genres *Acantholepis* Santschi, 1926, et *Prenolepis* Mayr, 1861 (TOLMAN & LEWINGTON 1997), et pour *Chilades pandava* Hostfield, 1829, avec *Solenopsis geminata* (Fabricius, 1804), *Brachymyrmex cordeemoyi* Forel, 1895, *Paratrechina longicornis* (Latreille, 1802) et *Technomyrmex albipes* Smith, 1861, à la Réunion (MARTIRÉ & ROCHAT, 2008).

Sur chaque station de l'île de Santo Antão occupée par *Chilades evorae*, on observe des fourmis noires *Lepisiota capensis* (Mayr, 1862) qui sont attirées par les chenilles de *C. evorae*, en particulier celles de l'avant-dernier stade (fig. 20). Ces fourmis se tiennent sur le dos de la chenille (comme à califourchon), tapotent des antennes sans que la chenille ne réagisse autrement qu'en restant bien plaquée sans bouger contre la feuille. Les fourmis semblent apaisées (pas d'attitude d'alerte) sans récolter de gouttelette sucrée (absence de léchage). Il semble que cette relation soit une erreur d'appréciation des fourmis qui effectuent les mêmes lentes palpations sur les larves de Syrphidae. Ces fourmis sont attirées par les Pucerons et les Cochenilles australiennes *Icerya purchasi* Maskell, 1878, présents sur *Lotus*. Les chenilles au dernier stade larvaire laissent les fourmis complètement indifférentes. Alors que les chenilles de *Tyria jacobaeae* (Linné, 1758) permettent à certaines fourmis de sucer la sève dégoulinante (obs. pers.), celles de *C. evorae* enfonce leur tête dans les feuilles en pompant la sève sans en laisser à la disposition des fourmis.

Les colonies de Fourmis, situées à la base des *Lotus*, semblent garantir par leur présence régulière une relative protection aux chenilles.

**Compétition trophique entre *Chilades evorae* et d'autres Rhopalocères.** – Nous avons observé que les chenilles de *C. evorae* au dernier stade larvaire peuvent infliger de multiples blessures aux chenilles de *Leptotes pirithous* présentes à leurs côtés, celles-ci pouvant ainsi dépérir. En cas de disette, certaines chenilles de *C. evorae* dévorent même les prénymphes qu'elles perforent puis sucent en totalité. Les chenilles de *L. pirithous* peuvent se blesser entre elles, mais elles ne s'attaquent pas à celles de *C. evorae* arrivées au dernier stade.

La concurrence avec *Colias croceus* (Geoffroy, 1785) semble réduite, même si l'on peut trouver jusqu'à 10 œufs (isolés ou par lot de 3 pour une feuille) de cette Piéride pour 100 pieds de *Lotus* (Lombo de Pedra). En effet, les *Lotus* choisis par *C. croceus* ont un feuillage très fourni en plein développement. *C. evorae* préfère les *Lotus* plus rabougris aux tiges ligneuses.



Quant à *Lampides boeticus*, il préfère pondre en quasi-exclusivité sur les pois cultivés — et notamment *Cajanus cajan* L. — avec jusqu'à 10 œufs pour une seule fleur en bouton, dont les grosses gousses en formation protègent les chenilles, plutôt que sur les *Lotus* aux fruits plus petits. On notera que pour 50 chenilles de *Leptotes pirithous capverti* arrivées en fin de développement larvaire sur Santo Antão, seulement 4 asticots sont sortis de 4 chrysalides, dont 3 *Cadurciella sp.* (Tachinidae) et une petite pupe non identifiée.

### Écologie de *C. evorae*

**Répartition.** — La répartition de *Chilades evorae* au Cap-Vert comprend trois îles : Santo Antão (LIBERT *et al.*, 2011), Santa Luzia (TENNENT & RUSSELL, 2015) et Fogo. La répartition de *C. evorae* suit celle des *Lotus* nourriciers, notamment *L. latifolius* (Santo Antão), *L. jacobaeus* (Fogo) et *L. purpureus* (Fogo, São Vicente).

Sur l'île de Santo Antão, *Chilades evorae* est présent de 300 m d'altitude (station le long de la route reliant la ville de Porto Novo et Lombo das Figueiras, plantée de *Prosopis juliflora* Sw. et *Parkinsonia aculeata* L.), de 600 m (Ribeira Fria) jusqu'à 1500 m (Planalto Norte col de Bacha), avec une importante présence autour de 1400 m. La répartition s'élargit, en particulier d'octobre à février, en lien avec le développement végétatif des *Lotus* lié à la saison des pluies principale (août à octobre) et aux éventuelles pluies hivernales (janvier-février). Le gros pivot ligneux des *Lotus* vivaces, allant jusqu'à 10 cm de diamètre et plusieurs mètres de longueur, permet une croissance pluriannuelle en continu et de résister à la sécheresse, en particulier sur les hauts plateaux (Planaltos Norte et Leste, jusqu'au Pico da Cruz), grâce à une hygrométrie plus élevée (en lien avec l'existence de brumes et nuages) et une température plus fraîche. *C. evorae* peut théoriquement présenter de 3 à 11 générations annuelles en fonction des températures (tableau III), mais l'hypothèse d'une reproduction continue reste à vérifier.

Sur l'île de Fogo, la chenille en fin de développement trouvée le 24 octobre 2012 à Fernão Gomes (bordure nord de la caldeira, à l'entrée de la forêt, 1500-1600 m d'altitude ; fig. 21) était sur des *Lotus* à feuilles longues (vraisemblablement *L. jacobaeus*), parmi une dizaine de chenilles de *Leptotes pirithous*. L'abondance des *Lotus* défeuillés par des chenilles de Lycènes, notamment sur tout le rebord abrupt et ombragé du cratère, à l'ouest du Pico de Fogo, indique une station très importante.

Sur l'île de São Vicente, le climat (vent et aridité) ne semble pas propice à la présence continue de *Chilades evorae*. « *A solitary specimen was taken at ca 350 m flying in long grass on the northern slope of Monte Verde. (...) but no other specimens were seen.* » (TENNENT & RUSSELL, 2015). *L. pirithous* est présent au Monte Verde (environ 750 m d'altitude) sur des *Lotus* à morphologie herbacée non pérenne.

On trouve toujours *Leptotes pirithous* associé à *Chilades evorae*. Mais *L. pirithous* est moins exigeant puisqu'il apprécie aussi les clairières avec Fabacées et les zones forestières d'altitude (LIBERT *et al.*, 2011), auxquelles on peut ajouter les falaises exposées nord du cratère de Fogo et le sommet venteux du Monte Verde à São Vicente (fig. 3). Sur toute la côte nord de Santo Antão, *L. pirithous* descend même occasionnellement pondre jusqu'à 10-20 mètres au-dessus du niveau de la mer, se contentant même de *Lotus* rabougris exposés aux embruns.

**Habitat-type.** — À Santo Antão, sur un même site de 10 m sur 10 m, on peut dénombrer 300 pieds de *Lotus* vivaces et plus ou moins ligneux de 15-30 cm de haut sur 20 à 45 cm de large (*L. latifolius*), parmi les cultures de maïs-haricot, courges, tubercules et racines (patate douce, pomme de terre, etc.). La grande variabilité morphologique intraspécifique des espèces de *Lotus* pluriannuels (feuillage tantôt vert et grêle, tantôt blanc et duveteux) permet la présence au même moment de plantes en pleine croissance, avec abondance de fleurs aux couleurs très variables (SANDRAL *et al.*, 2006), et de *Lotus* en perte temporaire du feuillage ou de toute partie aérienne. La longueur des tiges feuillées varie de quelques centimètres à près de 2 m



Fig. 20-22. – 20, *Lepisiota capensis* (Mayr) palplant une chenille de *Chilades evorae* Libert, Baliteau & Baliteau. – 21-22, Biotopes à *C. evorae* : 21, sur Fogo ; 22, sur Santo Antão.

(Planalto Norte, col de Bacha). Sur un même site, certains *Lotus* en feuille attirent davantage que d'autres les femelles de *Chilades evorae* en recherche de ponte.

En dehors des zones de présence continue situées au-dessus de 1000 m d'altitude (fig. 22), *Chilades evorae* semble se maintenir en fonction des repousses de *Lotus* dont la durabilité reste tributaire de la pluie et de l'humidité ambiante. Localement, l'espèce peut profiter de quelques repousses pour se maintenir en petite quantité dans les plantations d'Acacias (Ribeira Fria). Le vent, notamment l'harmattan, dessèche et détruit la végétation herbeuse, dont les *Lotus*, ce qui rend aléatoire la présence continue de *C. evorae* sur les stations les plus basses. En l'absence de fleurs et de *Lotus*, les imagos survivants migrent alors probablement vers les stations d'altitude situées à proximité.

### Abondance et cortèges de Rhopalocères associés à *Chilades evorae*

Il arrive parfois que des dizaines de chenilles de *C. evorae* défeuillent complètement les jeunes plants de *Lotus* (jusqu'à 30 chenilles en fin de développement sur 20 tiges de 20 cm de long), ne laissant plus que des tiges ligneuses. Si le *Lotus* est isolé en zone inculte, les chenilles immatures présentes meurent alors de disette. Les comptages effectués sur trois *Lotus* du Planalto Norte indiquent une abondance moyenne, au même moment, sur chaque plant, de 64 œufs et 36 chenilles aux différents stades de *C. evorae* (tableau IV), soit une estimation de 10 000 premiers états (œufs et chenilles) sur 100 m<sup>2</sup> (300 pieds de *Lotus*).

En janvier 2007, seulement 3 imagos de *Chilades evorae* ont été observés suite à un mois de prospection. En octobre et novembre 2012, malgré l'abondance de fleurs et *Lotus* en pleine croissance, la répartition des imagos y semblait très diffuse, avec quelquefois de petits rassemblements de quelques dizaines d'individus associés à *Leptotes pirithous*. De couleur sombre et de très petite taille, *C. evorae* peut être confondu avec une mouche. Il vole le plus souvent au ras du sol, préférant les petites zones dégagées entre les touffes d'herbes sèches dans lesquelles il se confond. Par temps caniculaire, dès qu'il est dérangé, il s'envole rapidement au-dessus de ces touffes, emporté par le vent avant de revenir quelques minutes après sur son micro-territoire.

Afin de mieux déterminer la présence et l'abondance de *Chilades evorae*, 38 transects ont permis de compter 3 859 individus de Rhopalocères. Les transects avec un bilan inférieur à 10 papillons n'ont pas été pris en compte, même s'ils reflètent davantage la réalité de très faible occupation des zones incultes (absence de ressource alimentaire sur plus de 6 mois de l'année) de ces îles.

Le bilan des 33 transects effectués sur l'île de Santo Antão donne 3 657 individus représentant 14 espèces. La moyenne est de 111 individus observés par transect, avec un minimum de 13 individus en aval de Mesa (zone sèche) et un maximum de 499 à Planalto de Norte (soit plus de 13 % du total). Il y a quatre espèces de Lycènes abondantes : 1506 *Lampides boeticus* (Linné, 1767), 1345 *Chilades evorae*, 301 *Leptotes pirithous* et 278 *Zizeeria knysna* (Trimen, 1862) ; alors que l'on dénombre 65 *Danaus chrysippus*, 50 *Melanitis leda* (Linné, 1758) et 31 *Pontia daplidice* (Linné, 1758) (tableau V). Lors des transects, la quasi-absence de *Diplotaxis sp.* en feuille pour *P. daplidice* et l'activité crépusculaire pour *M. leda*, expliquent en partie leur faible abondance. Noter l'absence de *Hypolimnys misippus* (Linné, 1764) lors des transects

Tableau IV. – Quantités d'œufs et chenilles (L<sub>1</sub> à L<sub>4</sub>) de *Chilades evorae* Libert, Baliteau & Baliteau pour 3 *Lotus*, le 5.II.2015 au Planalto Norte.

<i>Lotus</i>	Nombre de tiges	Nombre d'œufs	Nombre de chenilles
n°1	11	11	9
n°2	23	46	3
n°3	38	7	24
Total	72	64	36



de 2015, peut-être liée à la brume sèche (soulèvement dans l'air de particules microscopiques naturelles, poussière, sel ou particules volcaniques, avec absence de dépôt au sol).

Le cortège d'espèces de Rhopalocères associées à *Chilades evorae* est assez limité, avec trois principales espèces : *Leptotes pirithous capverti*, *Zizeeria knysna* et *Lampides boeticus* ; trois autres espèces y sont associées ponctuellement : *Pontia daplidice*, *Danaus chrysippus chrysippus* et *Borbo borbonica* (Boisduval, 1833) (tableau V).

Ces relevés par transects confirment que *Chilades evorae* prolifère bien sur les hauts plateaux parcourus de petits vallons du Planalto Norte : 402 individus comptés (Chã de Feijoal, à l'est), 232 individus (Chã de Feijoal, au sud) et 220 individus (Bordera de Bacha). Les effectifs trouvés sur le Planalto Leste — Morro de Vento (83 individus), à Lombo de Pedra (80 individus) et Chã Branca (75 individus) — restent importants compte tenu de l'abondance des œufs et chenilles observés au même moment, et en dépit de la taille plus basse des touffes de *Lotus*, liée à leur morphologie adaptée au vent et à l'exposition en pente plus abrupte.

Le bilan des relevés effectués sur les deux autres îles du Cap-Vert donne un total de 202 spécimens de Rhopalocères, sans que *Chilades evorae* n'y soit comptabilisé, dans la mesure où les transects n'ont pas été réalisés sur des zones à *Lotus*.

À Fogo, avec 12 espèces sur 4 transects, *Lampides boeticus* est le plus abondant (105 individus). Sur cette île, la présence de nombreuses chenilles de *Byblia ilithyia* (Drury, 1773) (200 larves au dernier stade, œufs et chrysalides le 23.X.2012) et *Danaus chrysippus chrysippus* au moment des transects laisse supposer une éventuelle abondance de ces espèces sur d'autres périodes.

À São Vicente, avec 5 espèces sur un seul transect en zone urbanisée fleurie, *Zizeeria knysna* est le plus commun (30 individus). Le temps souvent très couvert et venteux au Monte Verde n'a pas permis d'observer plus de 10 papillons en vol pour une même date, alors que cette localité semble plutôt favorable pour *Leptotes pirithous*, *L. boeticus*, *Colias croceus* et *Vanessa cardui* (Linné, 1758), qui y ont été observés ponctuellement.

Tableau V. – Bilan des fréquences de Rhopalocères en fonction des transects sur les îles du Cap-Vert.

	25.X.2012	26.X.2012	23.X.2012	24.X.2012	22.X.2012	17.X.2012	16.X.2012	21.1.2009	6.1.2015	6.1.2015	9.1.2015	9.1.2015	9.1.2015	11.1.2015	11.1.2015	13.1.2015	13.1.2015	14.1.2015
	CC1	CC2	SF1	SF2	M	PN	Me	L	RP	RTX	Ta	Ti	Csi	RD	F	CM	RI	Csa
<b>Hesperiidae</b>																		
<i>Rhopalocampa f. forestan</i>					1				2					1				1
<i>Borbo b. borbonica</i>					1			1	4	2				4	2		1	1
<b>Lycaenidae</b>																		
<i>Azanus moriqua</i>	4			3		2	1											
<i>Chilades evorae</i>						4	4											
<i>Lampides boeticus</i>	25	60		40				1	16	200	80	5	70	80	120	6	2	8
<i>Leptotes pirithous capverti</i>												10	8	1	10		4	
<i>Zizeeria knysna</i>					30	18		1	100	60				40	4		4	4
<b>Nymphalidae</b>																		
<i>Danaus c. chrysippus</i>			10		2		3		8	1	2		1	4	3	2	2	3
<i>Byblia ilithyia</i>			3															
<i>Hypolimnias misippus</i>			2					2						1				
<i>Vanessa cardui</i>	2		1			4					1							
<i>Melanitis leda helena</i>		3				2	2	40	3					3				
<b>Papilionidae</b>																		
<i>Papilio demodocus</i>	1	3	1		1	4		1		1				1				
<b>Pieridae</b>																		
<i>Catopsilia florella</i>			4			12		2						1				
<i>Colias croceus</i>																		
<i>Pontia daplidice</i>	2	1	2			4			7					3	2		3	1
<b>Total par localité</b>	<b>34</b>	<b>67</b>	<b>23</b>	<b>43</b>	<b>35</b>	<b>50</b>	<b>10</b>	<b>48</b>	<b>140</b>	<b>264</b>	<b>113</b>	<b>16</b>	<b>135</b>	<b>139</b>	<b>141</b>	<b>8</b>	<b>16</b>	<b>18</b>



### Gestion environnementale

Les pratiques agricoles actuelles, que ce soit la culture pluviale manuelle [maïs-haricot associé aux cucurbitacées, tubercules et racines, avec présence d'arbres fruitiers (goyavier, figuier)] ou les petits élevages caprins, bovins et asins au piquet ont un impact positif sur la dynamique de développement des *Lotus*. Lorsque la terre est creusée à l'aide de la houe, les racines de *Lotus* ne sont généralement pas arrachées en totalité. Les repousses y sont même stimulées avec un rajeunissement des tiges lorsque les touffes de Poacées sont broutées à ras.

Sur les sites où ânes et/ou chèvres sont mis au piquet, les *Lotus* âgés sont broutés, piétinés et taillés en surface de façon très hétérogène. L'apport de fumier, ainsi que l'humidité apportée en quantité (sous forme d'urine), associé au déplacement régulier de ces animaux, intensifie les repousses et favorise le fleurissement régulier par petites placettes des *Lotus*. La coupe manuelle des longues tiges de *Lotus* effectuée ponctuellement sur les bords de sentiers ou dans des parcelles non cultivées participe au rajeunissement et favorise la dispersion de graines. À Norte, la compétition éventuelle avec *Schkuhria pinnata* (Lam.) Kuntze ex Thell, plante invasive en extension depuis une quinzaine d'années, serait à étudier.

### CONCLUSION

*Chilades evorae* présente actuellement une large répartition sur l'île de Santo Antão avec des populations très importantes au-dessus de 1000 m (optimum écologique), en particulier sur le Planalto Norte. Les nombres d'individus de *C. evorae* dénombrés sont tout à fait comparables à ceux de certaines espèces communes de l'Aveyron (France), comme par exemple les 400 individus d'*Issoria lathonia* Linné, 1758, sur l'Aubrac (BALITEAU *et al.*, 2012, 2013) ou les 374 individus de *Cupido minimus* Fuessly, 1775, à Saint-Beauzély (Salsac, le 7.VI.2014), mais loin des 956 individus de *C. minimus* sur le Larzac, à Sainte-Eulalie-de-Cernon (Cernon, le 5.VI.2014) pour des transects de même distance (800 m).

14.I.2015	15.I.2015	15.I.2015	15.I.2015	15.I.2015	15.I.2015	18.I.2015	20.I.2015	22.I.2015	24.I.2015	25.I.2015	27.I.2015	27.I.2015	28.I.2015	28.I.2015	28.I.2015	1.II.2015	3.II.2015	3.II.2015	5.II.2015	Total
RC	AMF	AM1	AM2	AM3	CA	MJ	LP	MV	PN03	PN04	SAM	PN05	CB	LPL	C	J	PA	PN01	PN02	
		1 1	1	1		4				1										10 20
15	1 7 10 3	25	24	70	8 1	50 70 130 3	80 50 4	83 30 2	232 60 15	402 70 22	30 50 25	220 70 40	75 32	15 25	10 10 10	60	2 32 6	12 150 6	32 57 4	12 1345 1631 301 308
8	1	10	4		5	1				1	1		1			3			1	77 3 5 17 50
		1		3		1	1									1				20
					1	2		1					1 2			2		1	2	21 2 36
23	22	53	31	92	15	261	139	116	310	496	106	330	111	43	30	76	41	170	94	3859

Les pratiques agricoles extensives actuelles sont plutôt favorables au maintien de *C. evorae*.

Il n'était pas évident de définir l'abondance des populations des 19 espèces de Rhopalocères dénombrées sur l'île de Santo Antão par BAEZ & GARCIA (2005), MENDES & DE SOUSA (2010), BALITEAU & BALITEAU (2011), LIBERT *et al.* (2011) et TENNENT & RUSSELL (2015), les unes par rapport aux autres sans connaître l'éthologie de *C. evorae* qui, par sa très petite taille, adopte plus un comportement de Diptère que de Lépidoptère.

La faible visibilité des imagos de *C. evorae*, due à leur petite taille, leur couleur sombre et à leur vol rapide et furtif, ainsi que le cryptisme extrême des chenilles (couleur, pilosité) souvent placées au milieu des feuilles de *Lotus*, expliquent probablement que cette espèce est passée longtemps inaperçue (BAEZ & GARCIA, 2005) malgré l'abondance de ses populations.

REMERCIEMENTS. – À Jacques Delabie, Cyrille Dussaix, Abel Bernadou (Université de Regensburg), Philippe Le Gall (CNRS), Michel Libert, Quentin Rome (MNHN), Hans-Peter Tschorsch (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart), Roger Roy, Jean-Pierre Vesco, Luc Legal (Université de Toulouse).

#### AUTEURS CITÉS

- BÁEZ M. & GARCIA A., 2005. – In : Arechavaleta M., Zurita N., Marrero M. C. & Martin J. L., *Lista preliminar de especies silvestres de Cabo Verde (hongos, plantas y animals terrestres)*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias, 155 p.
- BALITEAU L., 2008. – Relevés de Rhopalocères à la tourbière des Rauzes (Aveyron, France) : présentation des suivis hebdomadaires de 2003 à 2005 (p. 17-21). In : Boitier E., Sourp E. & Petit D. (éds), *Insectes d'altitude, insectes en altitude. Actes des premières rencontres entomologiques du Massif central. Parc naturel régional Livradois-Forez et Société d'Histoire naturelle Alcide-d'Orbigny*.
- BALITEAU L. & BALITEAU S., 2011. – Lépidoptères de Santo Antão en République du Cap-Vert (Lepidoptera). *Bulletin de la Société entomologique de France*, **116** (1) : 81-90.
- BALITEAU L., DELMAS S. & DESCHAMPS P., 2012. – Inventaire des Rhopalocères de trois sites Natura 2000 de l'Aveyron et gestion conservatoire de trois Hétérocères de la Directive Habitats : *Eriogaster catax*, *Proserpinus proserpina* et *Zygaena rhadamanthus* (Lepidoptera : Rhopalocera, Lasiocampidae, Sphingidae, Zygaenidae). *RARE*, **21** (2) : 78-89.
- BALITEAU L., DESCHAMPS P., DENISE C. & LEGAL L., 2013. – Répartition et contribution à l'écologie des Papilionidae de l'Aveyron (Lepidoptera, Rhopalocera). *Revue des Lépidoptéristes de France*, **22** (55) : 54-70.
- CASTANHEIRA DINIZ A. & CARDOSO DE MATOS G., 1999. – Carta de Zonagem Agro-Ecológica e da Vegetação de Cabo Verde, IV – Ilha do Santo Antão. Lisbonne, Portugal.
- LIBERT M., BALITEAU L. & BALITEAU S., 2011. – Deux nouveaux Lycaenidae du Cap-Vert (Lepidoptera). *Bulletin de la Société entomologique de France*, **116** (1) : 63-67.
- MADRRM (MINISTERIO DO AMBIENTE, DESENVOLVIMENTO RURAL E RECURSOS MARINHOS), 2009. – *Plano de Acção para o desenvolvimento da agricultura na ilha de Santo Antão. PADA-SA 2009 a 2012*. MADRRM, p. 19-20.
- MANIL L., LERCH A., FONTAINE B. & JULLIARD R., 2014. – *Suivi Temporel des Rhopalocères de France (STERF), Bilan 2005-2013*. Rapport du 28 mars 2014. MNHN et ALF, 75 p.
- MARTIRÉ D. & ROCHAT J., 2008. – *Les Papillons de la Réunion et leurs chenilles*. Mèze : Biotope (collection Parthénopé). Paris : Muséum national d'Histoire naturelle, 496 p.
- MENDES L. F. & DE SOUSA A. B., 2010. – New data on Hesperioidea and Papilionoidea (Lepidoptera) from the Cape Verde Islands, with a review of previous records. *Zoologia Caboverdiana*, **1** (1) : 45-58.
- SANDRAL G., REMIZOWA M. V. & SOKOLOFF D. D., 2006. – A taxonomic survey of *Lotus* section *Pedrosia* (Leguminosae, Loteae). *Wulfenia*, **13** : 97-192.
- TENNENT W. J. & RUSSELL P. J. C., 2015. – Butterflies of the Cape Verde Islands (Insecta, Lepidoptera). *Zoologia Caboverdiana*, **5** (2) : 64-104.
- TOLMAN T. & LEWINGTON R., 1997. – *Guide des papillons d'Europe et d'Afrique du Nord*. Delachaux et Niestlé, 320 p.
- VAN SWAAY C. A. M., NOWICKI P., SETTELE J. & VAN STRIEN A. J., 2008. – Butterfly monitoring in Europe: methods, applications and perspectives. – *Biodiversity and Conservation*, **17** : 3455-3469.